L'Évolution des Ongles chez les Oribates (Acariens)

Par F. Grandjean.

La griffe des Actinochitinosi est fondamentalement à 3 ongles, un central et 2 latéraux symétriques [1], à toutes les stases ; mais il est très rare, chez les Oribates, que ces caractères primitifs se soient conservés. Un seul genre, parmi ceux dont la larve et les nymphes sont connues, le genre *Aphelacarus*, est constamment tridactyle.

Le genre *Aphelacarus* a néanmoins deux sortes de griffes. A celles de la larve l'ongle central est plus long et moins courbé que les latéraux. A celles de l'adulte c'est l'inverse. On passe brusquement d'une griffe à l'autre à la protonymphe. Les pattes I, II et III de la protonymphe et toutes les pattes des deuto et tritonymphes ont la griffe de l'adulte. A la 4e patte la protonymphe conserve la griffe larvaire.

Dans les autres genres il y a régression et celle-ci se fait de plusieurs manières que nous étudierons successivement.

Tendance a la monodactylie par suppression des ongles latéraux. C'est la tendance qui domine de beaucoup chez les Oribates. Elle fait partie d'un phénomène général, la régression numérique par retardement. Dans une groupe de poils qui évolue, certains disparaissent. J'ai décrit déjà, à plusieurs reprises, le processus normal de disparition. C'est un retard à la formation ontogénique, ce retard augmentant toujours jusqu'à ce que la formation soit rejetée (si l'on peut se permettre de parler ainsi) dans le futur ontogénique, au-delà de l'adulte. La griffe est un groupe de 3 poils dont les deux latéraux subissent, à des degrés divers, le retardement.

Celui-ci est allé très loin, comme on le sait, chez la presque totalité des Oribates. Sauf quelques genres de Palaeacariformes, toutes les larves, toutes les nymphes, et beaucoup d'adultes, sont monodactyles parce que l'ongle central est seul conservé.

1. A l'origine existait peut-être une vraie symétrie, mais les griffes actuelles ne sont, au mieux, que pseudosymétriques. On voit souvent, au premier coup d'œil, que leur symétrie n'est qu'approchée. Dans d'autres cas, cependant, elle est très bonne et même presque rigoureuse.

Il est certain, en effet, que l'ongle unique des états immatures est homologue de l'ongle central d'une griffe tridactyle. Cela résulte avec évidence de la structure comme je le montrerai dans un prochain travail. Des caractères de détail le confirment, par exemple les petites barbules qui ornent le dos des ongles [1]. Chez la plupart des adultes les barbules sont bien développées aux ongles latéraux tandis qu'elles manquent ou sont exceptionnelles à l'ongle central. L'ongle unique des nymphes et de la larve est alors comme ce dernier. Son dos est lisse ou pauvre en barbules.

Si l'adulte est encore tridactyle il peut montrer des tendances plus ou moins fortes à la monodactylie. Les ongles latéraux peuvent être grêles et devenir aléatoires. Tous les passages existent à des griffes monodactyles. On sait depuis longtemps que les Oribates dont les adultes sont tridactyles et ceux qui sont toujours monodactyles ne font pas deux phylums distincts. Certains genres très homogènes contiennent des espèces tridactyles et d'autres monodactyles. Dans certaines espèces la présence ou l'absence des ongles latéraux est un caractère de race, ou même un caractère individuel [2].

La griffe tridactyle la plus répandue comporte un ongle central un peu plus courbé, un peu moins long et notablement plus épais que les latéraux. Dans certaines familles, cependant, la griffe peut être dite homotridactyle, car il n'y a presque aucune différence d'épaisseur entre les 3 ongles. L'évolution régressive est-elle arrêtée à la stase adulte dans ces familles ? Nous ne pouvons pas l'affirmer parce que le caractère fondamental de la régression dont je parle ici est de se faire par tout ou rien. Son phénomène avant-coureur n'est pas nécessairement la diminution de taille de l'organe qui va disparaître [3], mais l'absence complète, d'abord très rare, ensuite plus fréquente, de cet organe. Il faut entendre cela non seulement dans l'espèce, pour de brusques écarts individuels, mais aussi dans le genre, pour des espèces qui se distinguent par déficience, et même dans les familles, pour des genres.

Tendance a la bidactylie par suppression de l'ongle central. — L'ongle central diffère profondément, par ses caractères évolutifs, des ongles latéraux. Sa régression n'est pas un phénomène général et ce n'est pas un retardement.

1. Ces barbules, écailles, aspérités, etc... sont identiques à celles que les poils ordinaires ont si fréquemment. Comme aux poils fortement courbés elles manquent du côté concave.

2. Quelques acarologues en ont conclu qu'un genre ne pouvait être fondé sur le caractère mono ou tridactyle de l'ambulacre. Je crois qu'il ne faut pas aller si loin. Ce caractère, comme presque tous les autres, est bon ou mauvais selon les phylums.

3. La diminution de taille peut accompagner la disparition par tout ou rien ou ne pas le faire. C'est un autre phénomène. Certains grands poils sont très aléatoires alors que d'autres, bien qu'ils soient réduits à des vestiges, sont constants.

Elle n'affecte, à des degrès divers, chez les adultes, que 4 genres de la faune européenne. *Gehypochthonius* [1] est le genre le plus parfaitement bidactyle. *Eulohmannia* laisse voir encore très nettement, entre les deux grands ongles, un vestige bidenté de l'ongle central. Pour *Acaronychus* et *Parhypochthonius* on ne peut pas dire qu'il y ait bidactylie mais seulement que la tendance bidactyle est forte ; l'ongle central est beaucoup plus court et plus crochu que les deux autres, mais il est aussi épais ou à peine moins épais.

Le développement, pour les 4 genres cités, se fait de la manière suivante :

Chez *Acaronychus* la larve et la protonymphe sont monodactyles à toutes les pattes. La deutonymphe est monodactyle à IV. Aux pattes I, II et III de la deutonymphe, ainsi qu'à toutes les pattes de la tritonymphe, la griffe est celle de l'adulte, sauf de faibles différences dans le développement relatif des deux ongles latéraux.

Chez *Parhypochthonius*, *Gehypochthonius* et *Eulohmannia*, la griffe est monodactyle aux états immatures, comme chez les Oribates ordinaires.

On peut affirmer, pour *Acaronychus*, que l'ongle unique de la larve, de la protonymphe et de la 4e patte de la deutonymphe est homologue du central d'une griffe tridactyle. Il est accompagné en effet, près de sa base, de chaque côté, pseudosymétriquement, par une très petite pointe qui est le vestige d'un ongle latéral. La griffe tridactyle, de la deutonymphe à l'adulte, est également pseudosymétrique. L'ongle central, qui était grand lorsqu'il était unique, diminue donc brusquement de taille lorsqu'il ne l'est plus. L'ontogénie de cet ongle est régressive. Celle des latéraux est progressive, comme toujours.

La même affirmation convient, chez *Parhypochthonius* et *Eulohmannia*, pour l'ongle unique des états immatures. Cet ongle est homologue, à l'adulte, du petit ongle crochu ou du vestige bidenté. *Gehypochthonius* s'accorde aussi avec *Parhypochthonius*, car sa griffe s'en déduit par la suppression complète de l'ongle central. Du moins cette opinion est-elle conforme aux apparences et rendue probable par la parenté entre les deux genres. Dans les 3 cas la différence principale avec *Acaronychus* est l'apparition tardive, seulement à l'adulte, des deux ongles latéraux. *Acaronychus* est moins avancé dans l'évolution retardatrice de ces ongles. Il n'a franchi qu'à moitié l'intervalle entre *Aphelacarus* et un Oribate ordinaire.

1. La seule espèce, *G. rhadamanthus* Jacot, 1936, de la Caroline du Nord, existe aussi en Europe. Mes exemplaires proviennent des environs de Périgueux.

A ce point de vue le genre *Acaronychus* est un des plus précieux que nous ayons. C'est même le seul, dans l'état de nos connaissances, qui témoigne franchement d'un passage entre la condition primitive, où la griffe était toujours tridactyle, et celle d'aujourd'hui chez la quasi-totalité des Oribates, où la griffe n'est jamais tridactyle avant l'adulte.

Ainsi, dans le petit groupe de genres où l'ongle central régresse, la tendance générale au retardement des deux ongles latéraux existe néanmoins. La monodactylie, par conservation du seul ongle central, se réalise à partir de la larve et monte plus ou moins haut dans l'ontogénie. Les deux tendances mono et bidactyle s'accordent, ce qui peut sembler surprenant. Mais on voit bien pourquoi l'accord est possible : les deux tendances ne sont pas simultanées. Leurs effets ne s'additionnent pas. C'est la tendance monodactyle générale qui domine d'abord et qui inhibe entièrement l'autre tendance. A partir d'une certaine stase, c'est l'inverse. A cette stase un double changement a lieu, à la fois progressif (ontogénétiquement, mais non phylogénétiquement) par l'apparition des ongles latéraux et régressif par la brusque diminution de taille de l'ongle central.

On verrait sans doute, en suivant l'évolution de chaque lignée, que le changement a été et sera de plus en plus brutal, et qu'il s'est fait et se fera à une stase de plus en plus tardive. Les vestiges des ongles latéraux, avant cette stase, comme celui de l'ongle central, après elle, tendent à disparaître. Le résultat final est un acarien comme *Gehypochthonius* où les états immatures sont tous parfaitement monodactyles tandis que l'adulte est parfaitement bidactyle. La discontinuité du développement, à cet égard, est portée à son maximum.

Tendance bidactyle dissymétrique par suppression d'un seul ongle latéral. — Les deux tendances dont je viens de parler ont un caractère commun. Elles conduisent à des ambulacres où les éléments primitifs sont représentés symétriquement.

On peut imaginer une monodactylie dissymétrique, où le seul ongle serait d'origine latérale, mais je n'en connais pas d'exemple.

La bidactylie d'origine dissymétrique, au contraire, où l'un des ongles latéraux est seul supprimé, existe chez des Oribates appartenant à des phylums divers.

Un 1er type, anciennement connu, est celui de *Nothrus silvestris* Nic. La griffe hétérobidactyle, spéciale à l'adulte, est alors formée d'un ongle épais qui est le central et d'un ongle grêle, qui est un des latéraux. Celui-ci est paraxial à I-II et antiaxial à III-IV. C'est donc le même ongle à toutes les pattes. L'autre ongle latéral a disparu.

Est-ce un exemple de vraie tendance bidactyle ? Je ne le crois

pas, parce qu'il y a aussi des *Nothrus* tridactyles et d'autres qui sont devenus monodactyles. Il est donc probable que le dernier ongle latéral de *N. silvestris* est en voie de disparition. La bidactylie de ce type n'est qu'une étape de la tendance monodactyle quand le retardement des deux ongles latéraux ne se fait pas simultanément.

Un 2e type, beaucoup plus compliqué, est celui de *Palæacarus appalachicus* Jacot [1]. Le développement de la griffe se fait de la manière suivante dans cette espèce.

La larve et la protonymphe sont monodactyles à la patte I. Aux autres pattes de la larve et de la protonymphe ainsi qu'à la 4e patte de la deutonymphe la griffe est bidactyle avec deux ongles très inégaux, le plus petit étant le paraxial à II et l'antiaxial à III et IV. Aux pattes I, II et III de la deutonymphe et à toutes celles de la tritonymphe on a sensiblement les griffes de l'adulte. Celles-ci sont bidactyles avec deux formes différentes. La griffe I est très symétrique, les deux ongles étant semblables et d'une forme particulière. Ils sont presque rectilignes dans leur région basale et moyenne. Les griffes II, III et IV ont une légère dissymétrie et leurs ongles sont fortement courbés.

L'hétérodactylie larvaire et protonymphale, très apparente à toutes les pattes, sauf à I, conduit à supposer que le grand ongle est le central et que le petit ongle est l'un des ongles latéraux, l'autre ongle latéral ayant disparu. Je crois que cette hypothèse est juste et qu'elle s'applique aussi bien à la patte I. On voit en effet, à cette patte, près du grand ongle unique, du côté paraxial, une pointe extrêmement petite, mais très nette, identique aux vestiges d'ongles latéraux que je viens de signaler chez *Acaronychus*, aux mêmes stases. C'est un vestige d'ongle latéral qui deviendra, à la deutonymphe, le 2e ongle de la griffe I

Ainsi, chez *Palæacarus*, la bidactylie est d'origine dissymétrique, bien qu'elle conduise à une griffe adulte sensiblement symétrique et même, à la patte I, aussi exactement symétrique que celle de *Gehypochhtonius*. Des deux ongles, à toutes les stases, l'un est le central et l'autre un latéral. S'il n'y a qu'un ongle, c'est le central.

Ce type diffère du celui de *N. silvestris* en ce que la tendance paraît vraiment bidactyle. Il ne faut cependant pas exclure la possibilité, pour *Palæacarus*, d'aboutir dans un avenir très lointain

1. Dans le présent travail tous les caractères que j'attribue au genre *Palaeacarus* sont fondés sur cette espèce de la Caroline du Nord (*Journ. Elisha Mitchell Scient. Soc.*, t. 54, p. 127, 1938), la seule que j'ai trouvée en France et dont je connaisse le développement. Mes exemplaires proviennent des environs de Périgueux. Je l'ai désignée précédemment, sans la décrire, sous le nom de *P. gallicus* n. sp. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. 64, p. 277, 1939). Il n'est pas certain que *P. hystricinus* Trag. 1932, le type du genre, ait les mêmes caractères. L'espèce que j'ai décrite en 1932 sous le nom de *P. araneola* n'est pas un *Palaeacarus*, c'est le type du genre *Ctenacarus* n. g.

à des formes monodactyles. Le dernier ongle latéral pourrait être retardé jusqu'à disparaître puisque l'ongle central n'est pas régressif.

L'exception de la 4e griffe. — Le retard ontogénique de la 4e patte est manifesté, chez les protonymphes, par l'absence de certains organes comme des poils, des solénidions et la fissure lyriforme. La griffe aussi est en retard, non parce qu'elle manque, mais parce qu'elle est semblable à celle des larves.

Deux cas sont donc possibles. Ou la griffe protonymphale, aux pattes I, II et III, est semblable à la griffe larvaire ; alors celle de la 4e patte, qui l'est aussi, ne diffère pas des autres et le retard n'est qu'une hypothèse invérifiable. Ce cas est de beaucoup le plus commun. Ou un changement de caractères, petit ou grand, mais bien net, a lieu aux griffes I, II et III quand on passe de la larve à la protonymphe ; alors la 4e griffe ne le subit pas à la protonymphe, mais à la mue suivante, et le retard est évident. Ce 2e cas, qui est celui d'*Aphelacarus* est très exceptionnel chez les Oribates. Il est fréquent, au contraire, chez les Endeostigmata et certains groupes de Prostigmata *(Pachygnathus, Terpnacarus, Sphærolichus, Anystis)*.

J'ai supposé que les griffes I, II et III étaient semblables. S'il n'en est pas ainsi c'est que la griffe I se distingue des deux autres, mais les griffes II et III restent semblables, en tenant compte de la correspondance parallèle, bien entendu. Ce que je viens de dire subsiste, mais il faut mettre à part la griffe I et comparer seulement la griffe IV aux griffes III et II.

Appelons *hétéronychie* le fait, pour une stase quelconque d'un acarien, de n'avoir pas la même griffe à toutes les pattes. Il y a deux sortes principales d'hétéronychie, celles de la 4e patte et de la 1re .Rien ne les empêche de coexister.

La 4e patte de la protonymphe, quand elle est hétéronyche, obéit à la règle de retard, comme je viens de le dire, mais on est habitué à lui voir des caractères spéciaux. Les Palæacariformes nous apprennent donc quelque chose de tout à fait nouveau quand ils nous montrent, avec *Acaronychus* et *Palæacarus*, une 4e patte hétéronyche à la deutonymphe. Chez *Acaronychus* elle est monodactyle, comme toutes les pattes de la protonymphe et de la larve. Chez *Palæacarus* elle est fortement hétérobidactyle, comme les pattes II et III de la protonymphe et de la larve. Dans les deux cas c'est à la tritonymphe seulement que se forme, à la patte IV, la griffe de l'adulte.

Il faut donc étendre la règle que j'ai énoncée récemment pour la seule protonymphe *(Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e Série, t. II, p. 50, 1939). Sous une forme plus simple et plus générale on peut dire,

rassemblant ainsi tous les faits connus : *une 4e griffe nymphale reproduit la 3e (et la 2e) de la stase précédente.* L'hétéronychie de la 4e patte, chez une nymphe, est alors la conséquence nécessaire d'un changement ontogénique, à cette nymphe, de la griffe III ou II [1].

Dans l'énoncé de la loi j'ai extrapolé jusqu'à la 3e nymphe des observations qui ont été faites seulement jusqu'à la 2e. On ne peut aller jusqu'à l'adulte, mais la question se pose de savoir s'il n'existe pas des adultes, en très petit nombre, qui suivent la loi.

L'hétéronychie nymphale de la 4e patte, puisqu'elle obéit à cette loi, ne peut être due qu'à une cause très générale, orthogénétique, d'origine interne. Elle n'a rien à voir avec les mœurs et le milieu.

L'exception de la 1re griffe. — *Palæacarus* possède à la fois l'hétéronychie de la 4e patte, à la deutonymphe, et celle de la 1re patte, à toutes les stases. C'est pour cela que j'ai dû mentionner cette dernière hétéronychie, mais je ne l'étudie pas dans ce travail. On en connaît d'autres cas chez des adultes d'Oribates *(Heterozetes)*. Dans certains sous-ordres c'est un phénomène fréquent et même constant.

L'hétéronychie de la 1re patte paraît avoir presque toujours une origine secondaire en relation avec des habitudes spécialisatrices.

Résumé. — En résumé, d'après les Oribates actuellement connus, l'ongle central de la griffe tridactyle primitive ne subit jamais le retardement et les ongles latéraux le subissent toujours, peu ou beaucoup, à la seule exception d'*Aphelacarus*.

Si l'ongle central n'est pas régressif (c'est le cas habituel) le retardement des ongles latéraux ne semble arrêté par rien et il aboutit fréquemment à la suppression totale de ces ongles.

Si l'ongle central est régressif (c'est exceptionnel) il l'est par diminution de taille au cours de l'ontogénie. La diminution a lieu brusquement à une stase déterminée qui est la deutonymphe pour *Acaronychus* et l'adulte dans les autres cas. Le retardement des ongles latéraux va toujours alors jusqu'à cette stase, mais il ne la dépasse jamais.

Une griffe homobidactyle peut être d'origine dissymétrique.

Chez *Acaronychus* le passage de la griffe larvaire monodactyle

1. S'il y a des calyptostases, on en tient compte, mais il ne faut pas s'attendre, naturellement, à leur trouver les caractères des stases actives qu'elles remplacent. En général une calyptostase n'a pas d'ambulacre.

à la griffe adulte tridactyle se fait à la deutonymphe, avec l'exception de la 4e patte.

Tous les cas d'hétéronychie nymphale, à la 4e patte, entrent dans une loi simple qui exprime un retard d'une mue dans le développement de la griffe, à cette patte.

(Laboratoire de Zoologie du Muséum).